VAN AMOEBE TOT MENSCH

LAATSTE LES

AAN DE UNIVERSITEIT VAN AMSTERDAM

OP 13 JUNI 1918 GEGEVEN

DOOR

HUGO DE VRIES

HOOGLEERAAR IN DE PLANTKUNDE



UTRECHT — A. OOSTHOEK — 1918.

„Als een teeken van mijne erkentelijkheid voor Uwe „medewerking aan de mij op 16 Februari jl. in den Hortus „Botanicus ten deel gevallen huldiging, veroorloof ik mij „U hierbij een exemplaar van mijn op 13 Juni gehouden „afscheidscollege, alsmede een photogravure naar het door „Mevr. THÉRÈSE VAN DUYL—SCHWARTZE voor die feestelijk„heid geschilderde portret, aan te bieden".

HUGO DE VRIES.

Lunteren, Juni 1918.

„Thanking you for your kind congratulations on my „70th birthday I beg to offer you a copy of my last lecture „in our University (with a translation) and a photopraph „of the picture made by Mrs. THÉRÈSE VAN DUYL— „SCHWARTZE".

„De oorsprong der soorten is een voorwerp van proefondervindelijke nasporing". Met deze woorden leidde ik in 1904 mijne lessen aan de Universiteit van Californië in, en thans, nu ik op het punt sta, mijne lessen aan onze Universiteit te eindigen, is dit onderzoek allerwege in vollen gang. Het denkbeeld was toen nieuw en van de moeilijkheden, die men ontmoeten zou, kon men zich nog geen voorstelling maken. Het spreekt dus van zelf, dat men binnen een paar tientallen van jaren geene oplossing mocht verwachten. Maar op den weg, die eenmaal tot het doel moet leiden, zijn nu reeds een schat van ontdekkingen van groot belang gedaan. De leer der erfelijkheid, die toen een vergelijkende wetenschap was, is van dit oude kleed ontdaan en een geheel nieuwe phase ingetreden. Ons inzicht in de natuur van het leven is dieper en veelzijdiger geworden. Een reeks van voorstellingen omtrent de processen, die aan het leven ten grondslag liggen en die de studie daarvan in vruchtbare banen konden leiden, was toen nog slechts in het bezit van enkele bevoorrechte onderzoekers. Thans zijn zij gemeengoed voor velen geworden, en vinden zij ook in de kringen van belangstellende leeken allengs meer ingang.

Het zij mij vergund, in deze les met U na te gaan, langs welke wegen zich dit onderzoek beweegt, wat het reeds tot stand heeft gebracht en wat men er van verwachten mag. Het uitgangspunt ligt in de afstammingsleer van DARWIN en allen, die aan den arbeid deelnemen, erkennen deze in beginsel als juist. Maar in DARWIN'S tijd was de kennis van de veranderlijkheid van planten en dieren nog slechts klein en ten eenen male onvoldoende om het ontstaan van soorten daaruit in bizonderheden af te leiden.

Aan het slot van zijn hoofdwerk „Het varieeren van huisdieren en cultuurplanten" heeft DARWIN echter eene theorie over het eigenlijke wezen der erfelijkheid opgesteld. Voor deze theorie, die hij Pangenesis noemde, was de wetenschap toen nog op verre na niet rijp en zij vond dan ook slechts bij weinigen bijval. Thans echter wordt haar beginsel algemeen erkend en vormt het den

grondslag voor alle beschouwingen op dit gebied en voor tal van experimenteele studiën. Dit beginsel is, dat de erfelijkheid gebonden is aan bepaalde stoffelijke deeltjes, die in de cellen liggen en die bij de voortplanting van het eene geslacht op het volgende overgaan. Elk deeltje vertegenwoordigt een bepaalde eigenschap, en de herhaling derzelfde eigenschappen in de opeenvolgende generatiën is dus eenvoudig het gevolg van het bezit derzelfde stoffelijke deeltjes. DARWIN noemde ze kiempjes. In mijne studiën over „Intracellulaire Pangenesis" heb ik deze voorstelling tegenover de toenmaals bijna uitsluitend heerschende ongunstige meening verdedigd en haar ontlast van een hulp-hypothese over het transport dier kiempjes, die steeds een groot struikelblok voor haar geweest was. Ik stelde toen voor, die deeltjes ter eere van DARWIN, Pangenen te noemen en dit denkbeeld vond zoo grooten bijval, dat zij thans bijna niet anders genoemd worden, en dat men het woord, gemakshalve, tot „Genen" afkort. Genen zijn dus de stoffelijke deeltjes, die de eigenlijke dragers der erfelijkheid zijn; zij liggen volgens de nieuwere onderzoekingen in de celkernen opgehoopt en zijn waarschijnlijk op een of andere wijze gebonden aan de kernstaafjes, die het gemakkelijkst zichtbare en dikwijls het eenige goed zichtbare deel dier kernen uitmaken.

Uit deze voorstelling valt af te leiden, dat er twee hoofdsoorten van veranderlijkheid bestaan. De eene heeft betrekking op den wisselenden invloed der voorhanden pangenen op den groei en de vorming van het individu, de andere echter heeft betrekking op het optreden van nieuwe genen, die geheel nieuwe eigenschappen in de soorten tot uiting kunnen brengen. Deze twee hoofdtypen bestempelt men thans met de namen van schommelende en sprongsgewijze veranderlijkheid of wel van fluctuatie en mutatie. De eerste bewerkt de verschillen tusschen de individuen van een soort of een ras en bij planten ook die tusschen de gelijknamige deelen van eenzelfde exemplaar. Het is het beginsel dat bedoeld wordt als men zegt, dat geen twee bladeren van een boom precies aan elkaar gelijk zijn. Door de onderzoekingen van QUETELET en GALTON is gebleken, dat dit verschijnsel door de wetten der kansrekening beheerscht wordt en thans weet men, dat dit overal bij planten en dieren het geval is.

Het optreden van nieuwe pangenen is een der hoofdoorzaken van het ontstaan van nieuwe soorten uit de reeds voorhandene en dus van den voortdurenden vooruitgang door alle geologische perioden heen, van het eerste begin van het leven op aarde af. Daarnaast staat

echter nog een ander verschijnsel. DARWIN heeft een schat van feiten bijeengegaard om te bewijzen dat vele schijnbare nieuwigheden slechts een terugslag zijn op eigenschappen, die reeds bij de voorouders van het varieerende individu aanwezig geweest waren. Dit is thans algemeen bekend onder den naam van atavisme. Soms ziet men een terugslag tot ver verwijderde stamouders, veelvuldiger echter vindt men de eigenschap op korteren afstand in den stamboom terug. Dit verschijnsel is zeer algemeen, en wij moeten dus besluiten, zegt DARWIN in het genoemde werk (p. 32) „dat deze vorm van overplanting een integreerend deel van de algemeene wet der erfelijkheid vormt". Deze leer van de overerving van eigenschappen in onzichtbaren of latenten toestand is sedert door zoo tallooze feiten gesteund, dat wij bij onze beschouwingen noodzakelijk rekening met haar moeten houden. Toegepast op de pangenesis leidt zij tot de voorstelling, dat de stoffelijke dragers der erfelijkheid nu eens werkzaam zijn en dan weer onwerkzaam, dat zij nu eens in een actieven en dan weer in een inactieven toestand verkeeren. In den laatsten is de eigenschap, die zij vertegenwoordigen, afwezig en dit heeft BATESON en vele andere schrijvers geleid tot de meening, dat de genen dan ook zelven zouden ontbreken. Maar waarom zij dan van tijd tot tijd weer zouden kunnen te voorschijn treden en juist dezelfde eigenschappen bewerken als vroeger, blijft daarbij onverklaard.

Tegenwoordig zijn een overgroot aantal gevallen bekend, die op deze vraag naar den actieven of inactieven toestand, of naar aan- of afwezigheid een licht werpen. Naast het atavisme staan de verlies-variaties. Ik bedoel de gevallen, waarin een voorhanden eigenschap uitwendig verloren gaat. Zoo ontstaan in het wild en in den tuinbouw witbloemige variëteiten uit roode of blauwe soorten, zoo ontstaan onbehaarde of onbedoornde vormen, aardbezien zonder uitloopers, bloemen zonder bloemkroon, vruchten zonder pitten en tallooze andere variëteiten. Dit kan berusten op het algeheel verdwijnen van de stoffelijke dragers van de genoemde eigenschappen, maar evengoed op een onwerkzaam worden van deze. En de leer van het atavisme geeft aan de laatstgenoemde opvatting de grootste mate van waarschijnlijkheid.

Hieruit volgen dan twee typen van veranderlijkheid, die beiden tot het gebied der mutatiën gerekend worden. Men noemt ze regressieve en degressieve. De eersten bepalen de zichtbare verlies-variatiën; de pangenen trekken zich daarbij, volgens onze voorstelling, in den onwerkzamen toestand terug. De degressieve zijn

de terugkeer tot den actieven staat, zij bepalen de verschijnselen van atavisme en dergelijke. De regressieve zijn verreweg de algemeenste en vormen dan ook voor vele onderzoekers het eenige voorwerp van hunne studie. Maar ook degressieve zijn in den laatsten tijd waargenomen, met name door MORGAN en zijne leerlingen bij de bananenvlieg *Drosophila*, die naast meer dan honderd gevallen van verliesvariatie ook een klein aatal degressieve veranderingen vertoont.

Dezelfde onderzoekingen van MORGAN hebben op geheel onverwachte wijze tot een schitterende bevestiging der Pangenesis-leer geleid. Uit DARWIN'S beginsel had ik afgeleid, dat de stoffelijke dragers der erfelijkheid in de staafjes der kernen een bepaalde rangschikking moeten bezitten, en wel zoo, dat bij de bevruchting steeds de beide gelijknamige deeltjes juist tegenover elkaar komen te liggen, zoodat zij gemakkelijk kunnen samenwerken. Men noemt ze dan antagonisten en spreekt van paren van deze; in de leer der bastaarden speelt dit punt een hoofdrol. Eigenlijk kan het ook niet anders zijn, zoodra men het bestaan van afzonderlijke genen toegeeft. Nu ontdekte STURTEVANT, een van MORGAN'S medewerkers, een middel om den betrekkelijken afstand van de dragers van twee of drie verschillende eigenschappen in de kernstaafjes te meten, of ten minste te schatten. Hij paste dit telkens op andere paren toe en kon daardoor de volgorde vaststellen waarin die dragers in de kernstaafjes voorkomen. Daarmede zullen wel de laatste bezwaren tegen het beginsel der Pangenesis, zoo die nog bij iemand mochten bestaan, voor goed weerlegd zijn.

Uit de Pangenesis volgt dus dat het ontstaan, het verdwijnen en het wederverschijnen van eigenschappen verschijnselen moeten zijn, die niets met de gewone schommelende variabiliteit te maken hebben. De laatste toch berust slechts op de wisselende inwerking der voorhanden pangenen op de ontwikkeling van het organisme. Dit beginsel is de grondslag voor de Mutatie-theorie en het uitgangspunt voor het zoeken naar plantensoorten, die de bedoelde verschijnselen in een proeftuin zouden kunnen vertoonen. De theorie als zoodanig heeft echter met die hypothetische eenheden niet te maken, zij beperkt zich tot de zichtbare verschijnselen en laat het verdere aan andere studiën over.

DARWIN meende, dat soorten en variëteiten in de natuur zeer langzaam ontstaan, door ophooping van kleine stappen van de gewone, schommelende variabiliteit, en dat de oorzaak van die ophooping gelegen was in het voordeel, dat die afwijkingen aan haar

dragers in den strijd voor het leven zouden geven. De mutatie-theorie beweert daarentegen, dat soorten en variëteiten plotseling ontstaan, en onafhankelijk van het nut dat haar nieuwe eigenschappen later misschien zouden kunnen hebben. Eerst als zij er zijn, kan de strijd voor het bestaan beslissen, welke stand zullen houden en welke spoedig weer zullen verdwijnen. Deze beschouwing leert ons het proces kennen als van veel korteren duur, dan DARWIN meende en is daardoor met de uitkomsten der geologie omtrent den duur van het leven op aarde beter in overeenstemming. Zij vond dan ook in Amerika den eersten krachtigen steun bij een palaeontoloog, CHARLES WHITE, en wordt thans door OSBORN en velen zijner vakgenooten, zij het ook met zekere reserve voor bepaalde gevallen, als juist erkend. In mijn boek over de mutatie-leer heb ik de argumenten vóór en tegen DARWIN'S opvatting uitvoerig besproken en aan het toen voorhanden feiten-materiaal getoetst. Nieuwe argumenten voor de oude leer zijn sedert niet aangevoerd en zelfs RIDLEY, die haar nog onlangs verdedigd heeft, doet dit slechts op grond der oude, naar mijne meening lang weerlegde beweringen. Zijne uiteenzettingen vonden dan ook terstond tegenspraak bij WILLIS, die aantoonde dat RIDLEY eigenlijk telkens, waar zich moeilijkheden voordeden, kleine sprongsgewijze veranderingen te hulp riep om de anders onverklaarbare verschijnselen te kunnen toelichten. Door proeven heeft CASTLE getracht uit fluctueerende variaties nieuwe constante typen van het guineesche biggetje te verkrijgen, maar MORGAN toonde aan dat kleine mutaties in zijne proeven waren voorgekomen, ofschoon zij onder de fluctueerende variabiliteit aanvankelijk verborgen bleven.

In dit uur wensch ik u echter niet bezig te houden met de toepassing der mutatie-theorie op de verklaring van het ontstaan van soorten in het wild en op die van den stamboom van het geheele planten- en dierenrijk. Mijn doel is slechts u een denkbeeld te geven van de waarnemingen en proeven, die haar in de laatste 10 of 12 jaren zijn komen steunen. Deze hebben ten deele ten doel het plotseling ontstaan van nieuwe eigenschappen rechtstreeks waar te nemen, anderendeels echter de in- en uitwendige oorzaken na te sporen, die dit verschijnsel beheerschen. Daarbij moeten natuurlijk de drie hoofdtypen van mutatiën scherp onderscheiden worden. Zij waren de verliesmutatiën, het wederverschijnen van latente eigenschappen en het ontstaan van geheel nieuwe pangenen met de zichtbare kenmerken, die zij medevoeren.

Onder deze drie zijn de verliesmutatiën of regressieve verande-

ringen verreweg het algemeenst. Zij vormen in de natuur en in den tuinbouw de variëteiten. Men ontmoet ze overal en telkens, al zijn zij ook nog zoo zeldzaam. Geen wonder dus, dat zij ook in een proeftuin het gemakkelijkst worden aangetroffen. In mijne culturen ontstonden zoo de pelorische variëteit van het vlasleeuwenbekje, de dubbele vorm van de gele korenbloem, de dwergvorm en de brosse stengel onder de Oenothera's. BAUR, SHULL en vele anderen namen regressieve mutaties waar bij tuin-leeuwenbekjes en andere planten, CASTLE bij konijnen en guineesche biggetjes, MORGAN bij de bananenvlieg en DAVENPORT besluit hieruit dat een groot deel der verschijnselen bij het ontstaan van soorten en variëteiten op het uitvallen van kenmerken berust. Hoofdzaak is, dat allen het daarover eens zijn, dat dit uitvallen nooit allengs, en nooit onder den invloed van de natuurkeus, maar steeds sprongsgewijze plaats vindt.

Twee bizondere gevallen wil ik hier noemen, omdat zij een rechtstreeksche weerlegging geven van de meening van sommigen, dat alle vooruitgang in de natuur het gevolg van bastaardeeringen zoude zijn. Ik bedoel de steriele mutaties en de letale of kiemdoodende factoren, die uit hun aard niet anders kunnen zijn dan plotselinge, zij het ook ongunstige mutatiën. Zoo kent men b.v. een onvertakten denneboom, die dus nooit bloeit, en zoo ontstond in mijne culturen geheel onverwacht en plotseling een Maïs zonder pluim of kolf. Kiemdoodende factoren spelen een belangrijke rol bij MORGAN's bananenvlieg, en ontstaan daar steeds plotseling, zij verminderen in de culturen het aantal der geboorten soms zeer belangrijk. Ook bij de Oenothera's komen zij voor, en hier belemmeren zij de kiemen in het zaad in hun ontwikkeling, en veroorzaken zoo het verschijnsel der looze zaden, die soms één vierde, soms zelfs de helft van de oogst uitmaken. Ook deze zonderlinge eigenschappen kunnen moeilijk door een geleidelijke opeenhooping van allerkleinste veranderingen op grond van hun nut verklaard worden. Zij moeten wel plotseling ontstaan.

Al deze feiten, door zoo talrijke onderzoekers waargenomen, maken dat thans het beginsel der mutatie-leer voor de regressieve veranderingen algemeen erkend wordt. En hetzelfde is het geval met de degressieve, die door sommigen, ten onrechte, met den naam van progressief aangeduid worden. Zij zijn nog zeer zeldzaam, doch waar zij voorkwamen, ontstonden zij steeds plotseling. DAVENPORT noemt veelvingerigheid, vergroeide teenen, een rose kam en andere voorbeelden voor kippen; MORGAN, MULLER en anderen voeren een

tiental gevallen bij de vlieg *Drosophila* aan. Van de regressieve onderscheiden zich in de proeven van deze onderzoekers de degressieve door hun gedrag bij kruisingen. In de eerste bastaardgeneratie toch zijn de eersten onzichtbaar of recessief, zooals men het noemt, terwijl de degressieve hun kenmerk juist in die bastaarden tot uiting brengen, of dominant zijn, zooals het heet.

Voordat ik overga tot de bespreking der progressieve mutatiën, wil ik nog op een ander punt uwe aandacht vestigen. Dit heeft betrekking op het herhaald voorkomen van dezelfde mutatie bij een soort of bij een ras. Het is voor de theorie der soortvorming in allerlei opzichten van groot belang. Het best bekende voorbeeld vormen de vlasleeuwenbekjes, wier pelorische variëteit, gekenmerkt door bloemen zonder lippen en met vijf sporen in plaats van ééne, in den loop der tijden, sedert LINNAEUS ze voor het eerst beschreef, nu eens hier en dan weer daar in het wild is opgetreden. Zij ontstond, gelijk ik reeds zeide, ook in mijn proeftuin. Waarom muteert de leeuwenbek nu van tijd tot tijd in dit kenmerk, terwijl tal van andere kenmerken bij haar onveranderlijk zijn? Dit moet natuurlijk een oorzaak hebben. Er moet, zooals DAVENPORT het uitdrukt, iets in de structuur van het kiemplasma zijn, dat een gemakkelijk optreden van deze mutatie mogelijk maakt. Waar en wanneer zij zal verschijnen, hangt dan van uitwendige oorzaken af. Wat echter die inwendige oorzaak is, weten wij voorshands niet. Wij duiden haar aan met den naam van mutabiliteit en noemen haar eersten aanvang praemutatie. Maar wat er daarbij gebeurt, is vooralsnog voor het onderzoek niet toegankelijk. Alleen weten wij, dat het niet op bastaardsplitsing berust, zooals sommigen meenen, en hoezeer die splitsingen in sommige gevallen uitwendig ook op mutatiën gelijken. Bij de Oenothera's komen talrijke eigenschappen in dien toestand van mutabiliteit voor, daar hier herhaling der mutatiën regel is. Doch hierop kom ik weldra terug.

Ik kom thans tot de bespreking der progressieve mutatiën. Zij zijn in de natuur uiterst zeldzaam, en dus ook in onze culturen. Het is moeilijk zich een denkbeeld van die groote zeldzaamheid te maken, en daarom wil ik enkele cijfers aanvoeren. Hoe dikwijls brengt de natuur nieuwe soorten van planten voort? In ons land zijn er geen, en hetzelfde geldt voor het grootste deel van Midden-Europa. De kans om er hier eene te zien ontstaan, is dus zeer gering. Grooter is die op tropische eilanden, waar veelal een aantal vormen groeien, die alleen op die eilanden gevonden worden, en waarvan de latere onderzoekers, en vooral WILLIS, dus aannemen, dat zij daar

ter plaatse ontstaan zijn. Men noemt ze endemisch. Laat ons nagaan hoe groot de kans is, dat de natuur zulk een endemische soort voortbrengt, en laat ons daartoe een paar voorbeelden kiezen. Op Ceylon, dat grooter is dan ons land en België te zamen, worden *809* endemische soorten van bloemplanten gevonden. Dat is gemiddeld nog niet één voor elke kwadraat-mijl. Rekent men nu dat die soorten daar allengs ontstaan zijn sedert de afscheiding van Ceylon van het vasteland, dan zou dus in een geologische periode van vele duizenden jaren slechts één plantensoort per kwadraat-mijl voortgebracht zijn. Evenzoo in Nieuw-Zeeland, dat half zoo groot is als Frankrijk. Hier vindt men 902 endemische soorten van bloemplanten. Dus minder dan één op de vier kwadraat-mijlen en de geologische tijd, verloopen sinds de afscheiding van deze eilandengroep van het vasteland is een veel langere geweest dan in ons eerste voorbeeld.

Iets beter wordt deze kans, als men aanneemt, dat dikwijls nieuwe soorten ontstaan, die ongunstig aangelegd zijn, en dus spoedig na haar verschijnen weer verdwijnen. Maar hoeveel daardoor het vooruitzicht toeneemt om het verschijnsel eens rechtstreeks te zien gebeuren, kunnen wij niet nagaan.

Gelukkig is er echter eene vingerwijzing. Het ontstaan van nieuwe vormen is niet gelijkmatig over de verschillende familiën en geslachten van planten verdeeld. Hier en daar komen groepen voor, waar het in veel grootere mate heeft plaats gevonden, en waar dus meer kans is om het ook thans nog te zien. Dit zijn de veelsoortige geslachten, die elk een kleine honderd, soms wel meer nauw verwante soorten omvatten. Zij maken den indruk van door een explosie ontstaan te zijn. Zulke explosieve groepen vindt men onder de viooltjes, de bramen, de rozen, de wilgen, de voorjaarsvroegeling en elders. In deze geslachten bestaat er dus een kans dat de soortvorming hier en daar nog in vollen gang is, en niet te zeldzaam om door ons te kunnen worden opgespoord. Ook het geslacht der Teunisbloemen biedt ons zulk een geval aan. Talrijke soorten zijn er van beschreven en telken jare komen er nieuwe bij, nu het onderzoek eenmaal daarop gericht is.

Zulke explosieve groepen vormen dus tegenwoordig het beste materiaal, om naar progressieve mutatiën te zoeken. Maar dit onderzoek ondervindt groote moeilijheden. Allereerst wordt het hoe langer hoe waarschijnlijker, dat de mutatiën hier niet zoo eenvoudig verloopen als in de tot nu toe behandelde gevallen. Allerlei waarnemingen pleiten er voor, dat kenmerken zóó tot grootere of kleinere

groepen verbonden kunnen zijn, dat zij bij mutatiën niet één voor één, maar groepsgewijze omslaan. Schijnbaar enkelvoudige eigenschappen zijn soms zeer ingewikkeld. Ik heb dit het eerst voor de kleuren der bloemen opgemerkt, en sedert is het aantal voorbeelden voortdurend gestegen, en is ook de graad van samengesteldheid veel grooter gebleken, dan men aanvankelijk kon vermoeden. Men spreekt dan in de eenvoudigere gevallen van verbinding, in andere van associatie van kenmerken. WILLIS meent, dat deze zoover gaan kan dat alle eigenschappen, waardoor zich een soort van haar nauwste verwanten onderscheidt, plotseling als een gesloten groep kunnen zijn opgetreden, ja dat zelfs kleine geslachten door één zoodanigen sprong in het leven kunnen geroepen zijn. In zulke gevallen mag men dus verwachten dat progressieve mutatiën met regressieve en degressieve zoodanig verbonden zijn, dat zij meestal niet afzonderlijk, maar slechts groepsgewijze zichtbaar worden. Men zou ze dan niet kunnen onderscheiden. Daarbij komt, dat men nog geen criterium heeft, waaraan de progressieve met volle zekerheid als zoodanig kunnen worden herkend. Regressieve en degressieve plegen, in hun kruisingen met de moedersoort, de gewone wetten te volgen, die voor bastaarden gelden. Afwijkingen van die wetten zouden dus op de aanwezigheid van progressieve mutatiën wijzen. Maar ongelukkigerwijze kunnen volgens de jongste onderzoekingen van MULLER, zulke afwijkingen ook tot stand komen door associatiën, vooral als deze tegelijkertijd regressieve en degressieve veranderingen omvatten. Vandaar dat een aantal gevallen bekend zijn, die de ontdekkers voor progressief houden, zonder dat het hun nog gelukt is al hunne tegenstanders van de juistheid van hun inzicht te overtuigen.

Mag men nu uit dezen nog te jeugdigen staat van het onderzoek afleiden, dat nooit progressieve mutatiën zijn waargenomen, dat zij dus ook niet voorkomen en nooit plaats gevonden hebben of plaats vinden kunnen? Natuurlijk niet. Toch zijn er een aantal schrijvers die dit doen, en die eenvoudig allen vooruitgang in de natuur ontkennen. De voornaamste vertegenwoordiger van deze richting is CHARLES DAVENPORT. Hij uit, in een zijner jongste geschriften (American Naturalist 1916), wat men zou kunnen noemen, een biologische wanhoopskreet. Nooit zien wij vooruitgang, nooit is deze er dus geweest, en nooit kunnen wij daarop hopen, zegt hij. Hij meent dat in den beginne het eerste levende wezen geschapen is, beladen met alle eigenschappen, die later ooit in eenig ander wezen ontplooid zijn. Zij moeten daarin in zeer complexe

associaties van pangenen neergelegd zijn, en slechts door een geleidelijk en voortdurend opsplitsen dezer groepen zouden alle eigenschappen van alle planten en dieren ontstaan zijn. Zoo zou de geheele ontwikkeling van eencellige wieren tot leliën en rozen en van bijna vormlooze amoeben tot de hoogste dieren verklaard moeten worden. Ja zelfs de mensch zou slechts een splitsingsproduct van de mikroskopisch kleine, op naakte klompjes van protoplasma gelijkende amoeben zijn!

Ware deze meening niet door een van de beste onderzoekers op het gebied der erfelijkheid geuit, zoo zou men haar eenvoudig voor te absurd verklaren. Zelfs DAVENPORT'S poging om haar door hulp-hypothesen aannemelijk te maken, zou haar niet kunnen redden. Zoo neemt hij aan, dat kruisingen tusschen de splitsingsproducten het proces zouden kunnen hebben bevorderd, zonder dat daartoe andere wetten dan de gewone, door MENDEL ontdekte, zouden behoeven te worden aangenomen. Maar wat DAVENPORT vergeet, is, dat de overgang van kenmerken uit den latenten toestand in den zichtbaren op zich zelf een oorzaak moet hebben, en dat die er moet geweest zijn, voordat het proces van splitsing in zijne hypothetische amoeben kon beginnen. En verder dat zulke overgangen juist zijn, wat men thans degressieve mutatiën noemt. Zijn voorstelling is dus eigenlijk slechts een eenzijdige, of zoo men wil onvolledige vorm van de mutatie-theorie, eene waarbij juist de hoofdzaak is weggelaten. Toch vond zij nogal aanhangers, vooral onder populaire schrijvers, voor wie toch het ontwijken van moeilijkheden van zoo groot belang is.

Veel natuurlijker komt het mij voor aan te nemen, dat progressieve mutatiën in de natuur hoogst zeldzaam zijn, en daarom ook zoo zelden worden ontmoet. Dit komt geheel met de reeds aangehaalde feiten overeen en is de meest eenvoudige opvatting van de onloochenbare ontwikkeling der levende natuur. En daarmede kom ik terug op het onderzoek van die vormenrijke geslachten en soorten, die klaarblijkelijk nog in een niet al te lang geleden tijdperk de zetel geweest zijn van een rijke productie van nieuwe soorten en ondersoorten. Een hoopvol vertrouwen is de grondslag van alle echte natuurstudie, en waar die hoop zich op zoo goede feiten kan steunen, daar kan het enthousiasme niet ontbreken, dat noodig is, om, trots alle vertragingen, in het onderzoek te volharden.

Ik heb het voorrecht gehad, in een tijd, toen men van dit alles nog zoo goed als niets wist, bij het zoeken naar een geschikte plantensoort voor de studie der mutatiën, er eene te vinden die tot

zulk een vormenrijk geslacht behoort. Het was de Teunisbloem of *Oenothera Lamarckiana.* Eerst veel later is gebleken, dat hetzelfde geslacht nog een aantal andere soorten omvat, die ook overeenkomstige verschijnselen vertoonen. En wat deze planten voor den onderzoeker vooral aantrekkelijk maakt, is de omstandigheid, dat zij op het gebied der erfelijkheid telkens onverwachte verschijnselen aanbieden, gevallen, die men nog nergens anders had leeren kennen. Zij vormen een ware goudmijn van ontdekkingen. Velen hebben in die mijn geput en aan sommigen is het gelukt, daaruit groote wetenschappelijke schatten op te delven. Wel hebben eenigen de ware beteekenis van hunne ontdekkingen nog niet geheel ingezien, maar het verband tusschen nieuw ontdekte feiten en de groote verschijnselen der natuur is niet altijd gemakkelijk of spoedig te vinden. GATES, DAVIS, SHULL, Miss LUTZ, ATKINSON, NILSSON, RENNER, KLEBAHN en vele anderen hebben aan deze studie krachtig deel genomen, maar vooral aan BARTLETT is het gelukt, deels door een systematische studie van talrijke vroeger nog niet beschreven soorten, en deels door het vinden van zeer uiteenloopende mutatiën bij enkele van deze, ons inzicht in het proces der soortvorming belangrijk te verdiepen. Ook in ons vaderland heeft deze studie weerklank gevonden. Nadat HEINSIUS het eerst het voorkomen van Lamarck's Teunisbloem in ons land ontdekt had, wijdde GEERTS een uitvoerige studie aan hare celkernen en aan de daarin zichtbare dragers der erfelijke eigenschappen. SCHOUTEN en anderen ontleenden aan hetzelfde geslacht het onderwerp voor hunne dissertatie, ZEIJLSTRA bestudeerde de ziekten der dwergen en HUNGER beschreef de mutatiën, zooals zij zich in een tropisch klimaat vertoonen.

Maar in ons land is het mijn ambtgenoot STOMPS, die de Oenothera's aan een voortgezet onderzoek onderwierp. Hij ontdekte daarbij het beginsel der parallele mutatiën, d.i. het plotseling optreden van dezelfde veranderingen bij verschillende, onderling verwante soorten. Het vermogen om dwergen en zoo genoemde reusvormen voort te brengen komt niet alleen aan Lamarck's Teunisbloem, maar ook aan de *O. biennis,* de soort onzer duinen, toe. Dit beginsel is sedert door vele onderzoekers bevestigd en tot verscheidene andere soorten en mutatiën uitgebreid.

Bij het opstellen van zijne wetten der variabiliteit heeft DARWIN er eene gewijd aan de parallele variatiën. Hij deed opmerken dat veelvuldig gelijke aanpassingen in zeer verschillende plantenfamiliën gevonden worden en bestudeerde daaronder de ranken en slingerplanten, de insektenetende gewassen, de ongelijkstijlige bloemen en

andere voorbeelden. Hij toonde verder aan dat in den tuinbouw dikwijls eenzelfde variëteit in zeer verschillende geslachten en soorten ontstaat en leerde hoe dit feit tot verklaring van het eerste kon worden gebruikt. Maar de parallele variatiën der tuinplanten hebben zelven eene verklaring noodig en deze wordt door de parallele mutatiën van STOMPS gegeven. Voor verwante vormen wijzen zij op een gemeenschappelijken aanleg, een zoogenoemde mutabiliteit, zooals ik die reeds voor de vlasleeuwenbekjes besproken heb, maar die in het geval der Oenothera's ouder moet zijn dan de soorten zelven. Want zoo *O. biennis* en *O. Lamarckiana* beiden het vermogen hebben dezelfde dwergen voort te brengen, ligt het voor de hand aan te nemen, dat zij dit van gemeenschappelijke voorouders hebben geërfd. En hetzelfde geldt natuurlijk voor de overige parallele mutatiën.

Ook in het dierenrijk zijn thans, vooral door de nieuwste onderzoekingen van METZ met de bananenvlieg, gevallen van een dergelijk parallelisme bekend geworden. Het is duidelijk dat daarmede de erfelijke aanleg om te muteeren een hoofdpunt moet worden voor het experimenteele onderzoek. Men wil trachten er de inwendige oorzaak van te leeren kennen, maar vooral ook de levensvoorwaarden zoeken, waardoor zulk een aanleg tot zichtbare uiting kan komen. M.a.w. men wenscht te weten hoe het komt, dat het eene individu muteert en het andere niet, dat het verschijnsel soms algemeen is en dan weer zeldzaam en ten slotte hoe men kweeken moet om het zooveel mogelijk te bevorderen.

Sommige schrijvers meenen dit onderzoek overbodig te mogen achten op grond van een uitwendige overeenkomst van de mutatiën met de splitsingen, die vele bastaarden in hun nakomelingschap vertoonen. Maar ten onrechte, want hier bedriegt de schijn. De inwendige oorzaken der mutatiën zijn geheel andere. En dit blijkt vooral in zulke gevallen, waarin zuivere mutatiën en zuivere splitsingen volgens de bastaardwetten naast elkander voorkomen. Dit vindt men b.v. bij het ontstaan van dwergen uit *Oenothera gigas*, daar zij zoowel rechtstreeks, als onder de bedoelde afsplitsingen optreden kunnen.

Onder alle tot nu toe bestudeerde gevallen van sprongsgewijze veranderingen biedt dat der Teunisbloemen de meeste overeenkomst aan met wat in de natuur bij het ontstaan van soorten moet gebeuren. Hier verschillen de plotselinge nieuwe typen van den proeftuin in even talrijke kenmerken van hun ouders als de echte soorten van het geslacht onderling. Een diagnose der mutanten is

even omslachtig als die der beste wilde soorten. Dit geldt daarenboven ook als men ze vergelijkt met de door WILLIS beschreven endemische soorten van Ceylon. Ook hier is het verschil met de naaste verwanten niet belangrijker dan tusschen de mutanten der Oenothera's. Deze groote overeenkomst wettigt de hoop, dat een voortgaande studie en vooral een ontleding der complexe mutatiën in haar afzonderlijke eenheden of factoren, hier allengs tot een dieper inzicht zal voeren en ten slotte ook een aantal progressieve mutatiën aan het licht zal brengen.

Trouwens enkele voorbeelden kunnen reeds worden aangevoerd. De voornaamste zijn de verdubbeling van het aantal staafjes in de celkernen, van de stoffelijke dragers der erfelijkheid zelve dus. Dit komt voor bij de zoogenoemde gigas-mutatiën, die bij *Oenothera Lamarckiana*, *O. grandiflora*, *O. pratincola*, en *O. stenomeres* waargenomen zijn. In andere gevallen neemt het aantal dier chromosomen met één toe, zooals bij de mutanten *lata*, *scintillans* en andere. Dat deze gevallen niet als verlies van een kenmerk of als het wederverschijnen van een eigenschap van vroegere voorouders kunnen verklaard worden, wordt door de meeste schrijvers toegegeven. Zij moeten dus wel als progressief worden opgevat. Maar zooals ik reeds zeide, ontbreekt ons vooralsnog in deze quaestie een beslissend en overtuigend criterium. Hetzelfde geldt van een mutatie met behaarde bloembladeren, iets geheel nieuws voor het geslacht, dat in de culturen van BARTLETT door mutatie uit *O. stenomeres* verscheen. Hij noemde het *O. stenomeres mut. lasiopetala*.

Tegenover de wanhoopskreet van DAVENPORT en anderen, die niets meenen te mogen verklaren maar alles op één oorspronkelijke scheppingsdaad willen terugvoeren, plaatsen wij dus de leer: Onderzoekt alle dingen en behoudt het goede. Wat ons inzicht in de natuur kan verruimen en ons bewondering afdwingt voor hare wegen, moeten wij aangrijpen en bestudeeren. Geven een paar tientallen van jaren nog geen eindoplossing, zij gaven toch zijdelings een zoo groote schat van ontdekkingen, dat het werk reeds daarom alleen de moeite ten volle waard is. Telkens komen nieuwe feiten en nieuwe gezichtspunten aan het licht, en wij mogen vast vertrouwen dat dit nog langen tijd zal voortgaan. Ten slotte zullen ook die gevallen voor het onderzoek toegankelijk worden, die daarvoor thans nog te zeldzaam zijn.

Naast de eischen der zuivere wetenschap staan die van de praktijk van land- en tuinbouw. Mutatiën komen veelvuldig voor, maar steeds als toeval. Onbekende groepeeringen van in- en uitwendige

oorzaken roepen ze in het leven. De onderzoeker moet trachten, de praktijk te bevrijden van die afhankelijkheid van het toeval. Hij moet de wetten opsporen die hem in staat zullen stellen het verschijnsel te beheerschen, en naar willekeur gewenschte, voordeelige mutatiën in het leven te roepen. De vergelijking van wat proefondervindelijk gevonden wordt met wat er in de vrije natuur gebeurt, moet daarbij als gids dienen; zij is een gids, waarop men ten volle vertrouwen mag. En het is te voorzien, dat de Teunisbloemen nog langen tijd het allerbeste materiaal voor deze studiën zullen blijven aanbieden.

FROM AMOEBA TO MAN.

(TRANSLATION).

„The origin of species is an object of experimental investigation". With these words I opened my lectures at the University of California in 1904 and now, at the close of my lessons in our University, this investigation is everywhere going on in an extensive way. At that time the idea was new and it was impossible to realize the difficulties, this line of research would meet. Within such a short time as has since elapsed a complete solution could of course not be expected. But already a large amount of discoveries of paramount importance have been made possible by it. The discipline of heredity was then only a comparative science; it has now evolved into an experimental one. Our understanding of the nature of life has been broadened and deepened. A number of conceptions concerning the real essence of life, useful in directing research into fertile lines, were formerly the privilege of some few investigators. At the present time they are accessible to many and even largely appreciated in wide circles of scientific laymen.

In this lecture I propose to review the lines along which research is being conducted in this new field, the results that have already been attained and the prospects which are now opening. The starting point is the theory of descent of DARWIN and all who join in the work, are agreed upon the correctness of this broad conception. But at the time of DARWIN the knowledge of the variability of animals and plants was still in its infancy and wholly inadequate to the working out of a detailed picture of the origin of new species.

At the close of his large work on the variations of animals and plants under domestication, DARWIN has, however, given a theory concerning the intimate nature of heredity. He called it Pangenesis, but its success was only small, since science was then not yet ripe enough for so broad a conception. At the present time, however, its principle is universally recognized and forms the basis for all discussions in this field as well as for numerous experimental stu-

dies. This principle is, that heredity is bound to definite material particles in the cells of the organism and that these are transmitted, in reproduction, from one generation to the next. Every particle represents a distinct visible quality and the repetition of these marks in the succeeding generations is therefore simply explained by the presence of the same minute particles. DARWIN called them gemmules. In my book on „Intracellular Pangenesis" I have defended this conception against the almost universal opposition it had not yet ceased to encounter and freed it of an auxiliary hypothesis concerning a transportation of the gemmules through the body. This transportation had always been a great obstacle against the theory. In the same work, I proposed to change the name of the gemmules and to call them, in honor of DARWIN, pangenes. This idea has been generally accepted, and the name has even been shortened into „genes". These genes are therefore the hypothetical material particles, which constitute the real bearers of the hereditary qualities. According to recent investigations they are to be looked for in the nuclei of the cells and probably connected in some manner with their chromosomes, which are the easiest perceptible and in many preparations the only visible parts of the nuclei.

From this principle I derived in the first place the existence of two different kinds of variability. One of them is due to the changing influence of the pangenes on the growth and evolution of the organism, but the other is related to the appearance of new genes, which may display quite new and unexpected qualities in their bearers. These two main types of variability are now generally recognized and designated by the names of fluctuation and mutation. Fluctuating variability is the main cause of the differences between individuals of the same species or the same strain and in plants it produces also the differences between the homologous organs of the same individual. It is this principle that we mean when we say that no two leaves on a tree exactly alike. The researches of QUETELET und GALTON have shown that these phenomena are ruled by the laws of probability and now we know that this is everywhere the case among plants as well as among animals.

The appearance of new genes is one of the main sources of the origin of new species from existing ones and of the continuous progress of differentiation in nature, through all geological times and from the first beginning of life on earth. But besides it another

possibility may be derived from DARWIN'S principle. He gathered a large array of facts in order to show that many apparent novelties are in reality only due to the re-appearance of characters, previously displayed by some ancestors, but since disappeared. These facts are now generally known under the name of atavism. In some cases the reversion goes to distant ancestors, but more often it covers only a smaller number of generations. This phenomenon is of quite common occurrence and therefore we must conclude, with DARWIN, that this form of transmission constitutes an essential part of the general laws of heredity. This doctrine of an inheritance of qualities in an invisible or latent condition has since found such broad supports that we cannot avoid to include it in our discussion. If we apply it to the hypothesis of Pangenesis, it conduces to the conception that the material bearers of the hereditary qualities may sometimes be active but at other times rest in an inactive condition. In the latter one the quality, they represent, is absent in the external appearance of the organism and this has induced BATESON and other investigators to assert that in such cases the genes themselves must have disappeared or been lost. But this view cannot explain, why the qualities under discussion should reappear so often and as a rule with exactly the same features, they had previously displayed.

At the present time quite a large number of instances are available, which throw a definite light on the question of the active or inactive condition of the genes, or on their presence and absence. Next to atavism our attention must be directed to the mutations produced by the apparent loss of a character. Among them the white flowered varieties of red or blue species of our gardens and in the field are the best known instances, but hairless and spineless forms, flowers without corolla, fruits deprived of seeds, strawberries without runners and many others are of the same theoretical value. It is evident that such losses may be due to an inactivation of the genes as well as to their disappearance. But the doctrine of atavism teaches us to consider the former explanation as the most probable of the two.

From this discussion the existence of two other types of variability may be derived, both of which are usually considered as forms of mutability. They are called regressive and degressive; the first are the causes of mutations by apparent losses and according to our conception the genes change their condition from the active into the inactive state. The degressive mutations are the

return to the active condition and produce the phenomena of atavism and similar ones. Of these two the regressive mutations are by far the commonest and for many investigators they constitute the only object of their study. But recently the degressive ones have come to the foreground also, especially since MORGAN and his co-workers have described about a dozen of them in the fruitly, *Drosophila ampelophila*, which had already produced more than a hundred of regressive novelties.

The same researches of MORGAN have led, in a quite unexpected way, to a splendid verification of the principle of Pangenesis. From the hypothesis of DARWIN I had deduced that the material bearers of heredity must show a definite arrangement along the chromosomes, since this is evidently necessary in the act of fecundation. In the copulation of the paternal and maternal chomosomes during synapsis the homologous particles must meet one another in an easy way, and this can only be reached if they are arranged in both groups in the same sequence. Every gene must co-operate with its antagonist and the operation of such pairs of genes constitutes a main feature in the explanation of the phenomena of hybridizing. It is evident that this must be so, as soon as the existence of separate genes is conceded. One of MORGANS coworkers, STURTEVANT, discovered a method of measuring or at least of appreciating the relative mutual distance of two or three different pangenes in a chromosome. He applied this successively to other pairs and in doing so he succeeded in determining the sequence of these genes along their chromosomes. And this most admirable result will no doubt largely aid to dispel the last objections which may still exist against the main principle.

Thus the doctrine of Pangenesis teaches us that the appearance, the disappearance and the return of apparently lost characters must be phenomena which are quite independent of the ordinary fluctuating variability, since this latter relates only to the changing influence of the existing genes on the evolution of the organism. This is the principle of the theory of Mutation and the starting-point for the search for species of plants which might display the changes under discussion in our experimental garden. As such however, the theory is not concerned with the hypothetical genes, but is limited to the visible phenomena. The study of the genes constitutes the field for other disciplines concerning heredity.

It was DARWIN'S conception, that species and varieties evolve

slowly and gradually through the accumulation of small steps of the ordinary oscillating variability. He assumed this accumulation to result from the advantages, which those changes might give to their bearers in the struggle for life. In opposition to this view, the theory of Mutation claims that species and varieties are produced suddenly, by small leaps and bounds, and independently of the use that the new characters may afterwards prove to have. Only after the evolution of the characters the struggle for life can decide what is to live and what is to disappear. This conception induces us to consider the origin of species as a process of far shorter duration than DARWIN assumed. On this basis it is more in harmony with the results of geological investigation concerning the age of our globe and concerning the time, during which life has existed on it. In this respect I might point out, that the first vigorous support, it found in the United States, was given to it by a paleontologist, CHARLES WHITE. It is, of course, very difficult to appreciate the real nature of the smallest steps by which evolution has proceeded in geological times, but notwithstanding this, OSBORN and many others concede that mutations may have played a large part in this evolution.

In my book on the „Theory of Mutation" I have extensively discussed the arguments which plead for and against the Darwinian theory of natural selection and criticized it on the ground of a rich material of facts. Since that time no new proofs have been proposed for the old doctrine. Even RIDLEY, who tried of late to defend it, relies only on the well known arguments. As might be expected, his discussion was soon contradicted and WILLIS showed that RIDLEY implicitly introduced small sudden changes of the nature of sports, wherever he did not succeed in explaining a line of evolution on the basis of fluctuating variability alone. But in doing so he conceded, as WILLIS says, the correctness of the principle of mutations. On the other hand CASTLE has tried to derive constant new types from fluctuating variability in his studies with guinea pigs, but MORGAN showed that small mutations had occurred in his experiments, although hidden from observation by the fluctuations of related characters.

In this lecture, however, I do not propose to explain to you the application of the theory of mutation to the origin of wild species nor to the problems of evolution in general. My aim is only to give a survey of the direct observations and experiments which have come to its support during the last 10 or 12 years.

They have proven the possibility of observing the origin of new qualities in guarded strains and of studying the internal and external causes which govern this apparition. Three main types of mutability have to be distinguished in these researches. They are, as we have already seen, the losses of characters, the reapparition of latent qualities and the production of essentially new pangenes with their externally visible marks.

Among these we consider in the first place the losses of characters or the regressive mutations. In nature and in horticulture they produce the varieties. As a matter of fact they are rare, but notwithstanding this, they are relatively often met with. Therefore it is not at all astonishing that in the experimental garden they are the first to show themselves. In my cultures of the common toadflax the peloric variety arose as a mutation and so did the double form of the corn marigold and the dwarfs and the brittle stems among the Oenotheras. BAUR, SHULL and many others described regressive mutations in the cultivated snapdragon and in other instances, CASTLE in rabbits and guinea pigs and MORGAN in the fruitfly *Drosophila.* From these and other cases DAVENPORT concludes that a large part of the phenomena occurring in the production of species and varieties in nature consists in the dropping out of characters. But the main point is, that all agree upon the suddenness of these changes. No cases are described in which they occurred slowly and under the influence of natural selection.

Two special instances should be recorded here, since they clearly plead against the opinion of those writers, who see in mutations nothing but the ordinary phenomena of the splitting of hybrids. I think of sterile mutations and of the letal factors. Evidently these cannot be due to previous crosses of sterile forefathers or of individuals which died in early youth. They can only be explained by sudden mutations, although in an unfavorable direction. Unbranched firs, which never produce flowers, are one of the best known instances and unbranched specimens of corn, without spike or ears appeared suddenly in my cultures of ordinary Maize. Letal factors play a large part in the studies of MORGAN with the fruitfly and here they always appear suddenly, often diminishing the birth-ratio in an undesirable manner. The evening primroses show them also. Here they kill the germs in the developing seeds and produce the phenomenon of the barren grains, which constitute in some cases one fourth and in other instances even one half of the whole harvest. It seems evident that these

curious qualities cannot be due to a gradual accumulation of infinitesimal fluctuations on the basis of their usefulness for the individuals bearing them. They must appear at once, and in their full development.

All these facts, discovered by numerous investigators, have brought the principle of the theory of mutation to general acknowledgment as far as regressive instances are considered. This may also be claimed for degressive mutations, wich are called by some authors, although erroneously, progressive. They are still very rare, but wherever they have been recorded, they always appeared suddenly. DAVENPORT adduces, from his studies with poultry, taillessness, polydactylism, syndactylism, white color of the Leghorn, rose comb and other instances. MORGAN and MULLER described a dozen of instances for the fruitly or *Drosophila*. In crosses these mutations are dominant and this constitutes a clear distinction from the regressive changes which behave in such cases as recessives.

The recurrence of the same mutation in a given strain is a fact, which should be laid stress upon here. In many respects it is of paramount interest for the theory of the origin of species. The best known instance is that of the common toadflax. Its peloric variety is characterized by the absence of the symmetrical structure of the flowers and in consequence thereof of their lips: It possesses five sporns in every flower instead of one. It was described for the first time by LINNAEUS and has shown itself since at different times and in different localities although it does not set seed in nature. As I have already said, it occurred also in my experimental garden. Why does the toadflax mutate repeatedly in this character, whilst it is constant in so many others? Evidently there must be some cause for this condition. DAVENPORT answers that there must be something in the germplasm of the toadflax that permits a wholly useless mutation to occur so easily. Where and when the change will become visible, depends on external or cultural conditions. But as to the nature of the internal cause we are still in the dark. We call it mutability and designate its beginning as praemutation. But the real essence of these changes is still inaccessible to our investigation. We only know that it cannot be due to a hybrid splitting of the characters of long lost forefathers, allthough in other cases these may often resemble mutations in their outward appearance. Among the Oenotheras a large number of qualities are in this condition of mutability,

since the repetition of the phenomena is here of general occurrence.

Let us now consider the progressive mutations. In nature they are very rare and so they are in our cultures. It is difficult to imagine the real degree of this rarity in nature, but still this is necessary in order to know what we are allowed to expect in our experiments. For this reasson I shall adduce some figures. How often does nature produce new species of plants? In our own country there are none and the same may be said for a large part of central Europe. The chance of assisting at such a production is therefore extremely small. It is somewhat larger on tropical and subtropical islands, the flora of which usually includes a number of species which are found only on one special island or group of islands. They are called endemic and are considered by recent investigators, and especially by WILLIS, as local productions. In order to find out how often nature produces such endemic species we choose Ceylon and New Zealand as instances. Ceylon is larger than our country and Belgium taken together. In its flora *809* endemic species of flowering plants are reccorded. This gives an average of less than one species pro square mile. Assuming that these have originated there, from time to time, since the island was separated from the adjoining continent, our calculation shows that in a geological period of many thousands of years only one species of plants is produced, on the average, on a square mile. This chance is even smaller in New Zealand, the size of which is about half that of France. It contains 902 endemic species among its flowering plants, or less than one for every four square miles. Moreover, the geological time, elapsed since its separation from the nearest continent, must have been far larger than in our first instance.

The origination of species will increase a little, in our calculation, if we include the possibility of the production of new species with unfavorable qualities, which cause them to disappear after a short period of existence. But how much our chance of directly observing the phenomenon is heightened by this means, we are unable to tell.

Fortunately, however, there is another consideration. The production of new species is not equally distributed over the different natural families and genera of plants. Stray groups occur, where this production must have been more active than elsewhere and which afford therefore a better chance of seeing it at

work. Such are the polymorphic genera and species, containing each little less than a hundred narrowly related species or elementary species, and in some cases even far more. They impress us as being due to some kind of biological explosion, as STANDFUSS calls it. Instances of such explosive groups are afforded by violets, blackberries, roses, willows, the vernal whitlowgrass or *Draba verna* and others. In these genera we must look for a chance of finding the production of new species still at work, and not too rarely to be discovered by us. The genus of the evening primroses belongs to this group, and may be expected to offer the same chances. It contains numerous species, and almost yearly new ones are found and described, since attention has been called to their frequency.

From these considerations we may conclude that such explosive groups offer, for the present time, the best material for the discovery of progressive mutations. But great difficulties are met with. In the first place the accumulated studies on the mutations of the Oenotheras make it highly probable, that these mutations are not so simple as in the cases we have considered before. Numerous observations tend to prove that characters may be combined into smaller or larger groups in such a way, that they will not become altered singly, but in groups. Apparently simple characters are in reality sometimes very compound. I remarked this for the first time in the colors of flowers, and the number of examples has rapidly increased since. Moreover the degree of composition has been found to be often much higher than we had previously expected. Such cases are now designated as linkage or association of characters. WILLIS claims that these associations may be large enough, in many cases, to embrace all the marks by which a species is distinguished from its nearest allies and that therefore such differences may often have been produced at a single step. Even small genera might have originated thus by means of one compound mutation. In such cases it is to be expected that progressive changes are combined with regressive and degressive ones so, as not to come to light singly, but only as parts of larger groups of mutating qualities. It would then be very difficult, if not impossible, to distinguish them. Moreover, we have no criterion, which would enable us to recognize progressive mutations as such, at least not with complete evidence. Regressive and degressive mutations usually follow the ordinary laws for hybrids, when crossed with their parent types. Deviations from these laws would therefore tend to indicate progressive ones. But unfortunately

recent researches, and above all those of MULLER with the fruitfly, show that such deviatons may simply be due to associations especially when theseembrace regressive and degressive characters at the same time. In accordance with these considerations it is not rare to see mutations described by their discoverers as progressive, but not recognized as such by other investigators.

Is it allowed to conclude from this too youthfull condition of our researches, that real progressive mutations have never been observed, that therefore they never occur and never have occurred? Evidently not. Nevertheless there are some autors, who take this view and simply deny every progress in nature. Among them CHARLES DAVENPORT takes the first rank. He utters, in one of his recent contributions (American Naturalist 1916), what I might call a biological cry of despair. We do not see any progress, he says, it has never existed and we may never hope for it. Evolution proceeds chiefly by a splitting up and a loss of genes from a primitively complex molecular condition of the germplasm. The first being must have been created with such a complex hereditary material that all qualities, which have since developed in any other organism, may have been derived from it by the simple means of splitting and dropping out of genes. The whole evolution from unicellular algae up to the highest plants, including roses and lilies and all the others, would have been such a process of splitting and loosing and the development of the animal kingdom from the almost undifferentiated amoeba to the warmblooded animals would have to be explained by the same process. Even man would only be a product of a splitting of the qualities of those microscopical beings, which almost resemble naked drops of organized matter.

DAVENPORT tries to support his theory by a number of auxiliary hypotheses, but even these cannot save it. He assumes, for instance, that crosses between the products of the initial splittings might have helped to accelerate the progress, and that these could simply have followed the well known Mendelian laws. But he overlooks the fact that the transition of characters from the latent condition into the visible one must in itself have a cause and that this cause must have been at work, before the process of splitting in his hypothetical inital organisms could produce any effect. Moreover such transitions from the latent into the active condition are exactly what we call degressive mutations. His view assumes changes, which are chiefly independent of external conditions and are thus seen to arise spontaneously, as the only pro-

cessus by which new species and varieties arise, and this is evidently the main feature of the theory of mutation. But the conclusion that these mutations may embrace the theree main types, which I had derived from DARWIN's hypothesis of Pangenesis, has been omitted in his considerations which are, from this cause, restricted to the treatment of those two only, which have of late been amply demonstrated by experimental work. And thus the real progressive mutations indicated by all broad conceptions of the subject, have dropped out of DAVENPORT's theory.

Our view, that progressive mutations must be very rare in nature and perhaps even too rare to be easily discovered by us, seems to me to explain the facts in a far more simple and natural way. The progressive changes may then afford the material for subsequent losses and afterwards for the re-apparition of vanished features and there is no cause to assume the presence of all possible kinds of genes in any primitive organism. Evolution is rendered more intelligible to us, allthough we are still far from a thorough understanding of all its ways. It is only necessary to continue our researches until it will be made evident, what progressive changes really are and how they may be recognized when occurring in our experiments. The material for such studies must chiefly be sought in the polymorphic groups of which I spoke above and it is more hopeful to discuss their value for such work than to consider it simply as hopeless or almost hopeless.

At a time when all these discussions were still in their infancy, I have had the good luck of discovering a plant which afforded a suitable material for the experimental researches, demanded by our main questions. It belonged to such a polymorphic genus. It was the large flowered evening primrose or *Oenothera Lamarckiana*. Only many years afterwards other species of the same genus have been found to exhibit the same or analogous phenomena of mutation. Moreover, these plants so often yield quite new and unexpected features in their hereditary behaviour, that they are, even apart from their mutability, a most desirable material for experimental inquiries. They are, so to say, an unexhaustible mine of discoveries. Many have dipped from this source and some have succeeded in digging scientific treasures of great value from it. In some cases the real significance of the new facts is not as yet fully understood and much has still to be done to combine them into a harmonious picture, but we know how difficult it often is to harmonize newly discovered facts with the broad features of nature's ways. GATES, DAVIS, SHULL, MISS LUTZ, ATKINSON,

NILSSON, RENNER, KLEBAHN and many others have done important work in this field, but above all it was BARTLETT, who succeeded in deepening our insight by his study of numerous previously undescribed species and by the discovery of different and new types of mutations in some of them. In our country this line of inquiry has not been less fertile. HEINSIUS was the first to discover the occurrence of *Oenothera Lamarckiana* in Holland, GEERTS published a detailed study of its nuclei and their chromosomes. SCHOUTEN and some others derived the subjects for their theses from it, ZEYLSTRA studied the causes of the curious diseases so commonly met with in the dwarfs and HUNGER described mutations from material cultivated under tropical conditions.

But a persevering study of the Oenotheras was conduced by my collegue Mr. STOMPS. He discovered the principle of parallel mutations or the sudden appearance of the same changes in different but narrowly related species. The propensity to the production of dwarfs and of so called giant types was observed by him to occur not only in *Oenothera Lamarckiana*, but also in the common species of our sanddunes, *O. biennis*. This principle has since been supported by the discoveries of other investigators and is now known to prevail for other species and other mutations also.

In enunciating his laws of variability DARWIN vowed one of them to the parallel variations, as he called them. He pointed out that often the same adaptations are met with in widely distant families or genera and studied tendrils and climbing plants, insectivorous species and heterostylous flowers as the most interesting instances of this phenomenon. On the other hand he observed that in horticulture analogous varieties may be found in different genera and species and showed how this fact may be used for the explanation of the first named group. But the parallel variations of our garden plants require themselves an explanation and this is now to be found in the parallel mutations of STOMPS. In the case of narrowly related species they indicate a common disposition, a condition of mutability as I have already described for the toadflax but which must be assumed to be older than the species themselves in the case of the primroses. For it is obvious that, since *Oenothera Lamarckiana* and *O. biennis* have the same disposition to produce dwarfs from time to time, the simplest and most direct explanation is the assumption that they have derived this propensity from some common ancestor. And the same conclusion must evidently hold good for many other parallel mutations.

In the animal kingdom parallel mutations have been met with recently by METZ in his studies on the fruitfly. It is obvious that this hereditary disposition to the production of visible mutations must become a prominent problem for experimental investigation. We want to know the real nature of this latent condition and also the external conditions under which the mutations will become visible. In other words, we want to know why some individuals of a given strain mutate, while others remain true to the type, why the phenomenon is ordinarily rare but sometimes more frequent, and especially how we are to conduce our cultures in order to provoke the appearance of mutations as strongly as possible.

Some authors hold the view that these researches are superfluous and without a chance of success, and this on the basis of an external likeness of the mutations to the phenomena of splitting which ordinarily occur among the progeny of hybrids. But here appearance is delusive. The internal causes of mutations are quite of another order than those of hybrid splittings. This is shown most clearly by those cases, in which both types occur in the same strains. As an instance I may adduce the production of dwarfs by *Oenothera gigas*, which ordinarily takes place in the direct way of stray mutations without any perceptible preparation, but which occurs, besides this, by means of half mutants which give rise to the dwarfs in a manner quite analogous to normal hybrid splitting.

Of all the instances of sudden specific and varietal changes, which have been studied until now, that of the evening primroses has the greatest resemblance to those phenomena which we assume to produce new species in nature. The sudden novelties differ in this genus quite as much from their parent and from one another as the wild species of the same genus differ among themselves. A description of a mutant is as comprehensive as that of a species. Moreover this may be applied to a comparison of our mutants with the endemic species of Ceylon, as described by WILLIS. For among these the differences from their nearest relatives are by no means larger than those of our mutants. This broad similarity justifies our hope that a persevering study and especially an analysis of the complex mutations and an isolation of their separate components will ultimately lead to the distinction of some evident progressive steps among them.

Some instances may already be adduced. The most interesting among them are the doubling of the number of chromosomes found in the gigas mutations of *Oenothera Lamarckiana*, *O. gran-*

diflora, *O. pratincola* and O. *stenomeres*. In other cases this number is increased by one only, e. g. in the mutations *lata*, *scintillans* and some allied types. It is obvious that these cases cannot be explained by the loss of a character or by the reappearance of a previously lost mark. On this point almost all authors agree. Therefore it seems quite justified to consider them as progressive mutations. But as I have already pointed out, a convincing criterium of such a mutation is still wanting. The same holds good for a mutation with hairy petals, something quite new and unexpected among the Oenotheras, but which occurred suddenly in a culture of BARTLETT. He designated the new type as *O. stenomeres mut. lasiopetala*.

Instead of DAVENPORT'S almost hopeless hypothesis and of the opinion of all those who think they must restrain from any attempt at explaining evolution, but derive it from one initial act of creation, I might propose the rule to examine all things and to secure what is useful among them. A dozen of years and some more may not suffice to reach a final explanation of all the phenomena of heredity, but sideways they have given us already such a treasure of new discoveries, that for this reason alone the results may be considered as quite proportional to the work. New facts and new conceptions are so frequent that we may confidently expect that this source is yet far from being exhausted and that many interesting discoveries are still reserved for a near future. In the end even those cases will become accessible to our inquiry which now seem far too rare to be subjected to it.

Alongside the demands of pure science we see those of the praxis of horticulture and agriculture. Mutations occur often, but always by chance. Unknown combinations of internal and external causes must be assumed to produce them. It is the duty of the investigator to try to free praxis from this dependence upon chance. He has to inquire into the laws that will ultimately enable us to command the phenomena and to produce mutations at will and in any desirable direction. A constant comparison of the results of our experiments with the processes of nature at large must be our guide; is is a guide on whom we may confidently rely. And it is to be expected that the evening primroses wiil continue for a long time to constitute the most precious material for this kind of inquiry.

